# Allometrische Untersuchungen an den Schädeln asiatischer Wildrinder [1]

Von Herwart Bohlken

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel*
*Direktor: Prof. Dr. W. Herre*

*Eingang des Ms. 24. 2. 1961*

Diese Studie hat die Aufgabe, die Anwendungsmöglichkeiten allometrischer Methoden bei vergleichenden Untersuchungen von Schädeln der Großsäugetiere aufzuzeigen. An einigen Beispielen soll die Bedeutung der Allometrie als Hilfsmittel für die Systematik erläutert werden.

Es werden Schädelmaße des Banteng, *Bibos javanicus* (d'Alton), mit solchen des Gaur, *Bibos gaurus* (H. Smith), verglichen. Die Schädel dieser beiden Arten unterscheiden sich in der Längserstreckung der Knochen der Schädeloberseite und in der Schädelbreite (Bohlken, 1958), sie sind also unterschiedlich proportioniert (Abb. 1 bis 3). In einem solchen Fall ist zu prüfen, ob die Proportionsunterschiede nur größenbedingt sind, oder ob es sich um echte taxonomische Merkmale handelt (Röhrs, 1961). Bei dem Vergleich von Banteng und Gaur kann die Möglichkeit, daß die bestehenden Proportionsverschiebungen größenbedingt sind, nicht ohne weiteres ausgeschlossen werden, denn die Schädel des Gaur sind im Durchschnitt etwas größer als die des Banteng:

| | *B. javanicus* | *B. gaurus* |
|---|---|---|
| Basallänge | n = 37 | n = 29 |
| | 398 – 494 | 446 – 500 |
| | 449 mm | 475 mm |

Zur Beurteilung der Frage, ob den Proportionsunterschieden zwischen Banteng und Gaur systematischer Wert zukommt, werden allometrische Methoden benutzt.

In den folgenden Beispielen wurde der Allometrieexponent a nach der Formel

$$a = \sqrt{\frac{\Sigma (\log y_i - \log \overline{y})^2}{\Sigma (\log x_i - \log \overline{x})^2}}$$

berechnet (Kurtén, 1954; Klemmt, 1960), der Korrelationskoeffizient r nach

$$r = \frac{\Sigma (\log x_i - \log \overline{x}) (\log y_i - \log \overline{y})}{\sqrt{\Sigma (\log x_i - \log \overline{x})^2 \, \Sigma (\log y_i - \log \overline{y})^2}}$$

Die Zufallshöchstwerte des Korrelationskoeffizienten bei der Sicherheitsgrenze 1 % wurden der Tabelle VI bei Fischer & Yates (1953) entnommen. Die Berechnung der Integrationskonstanten b ergibt sich aus der Allometrieformel $y = b \cdot x^a$. Daraus folgt $\log b = \log y - a \cdot \log x$. Weiteres zur Methodik bei Röhrs (1959, 1961).

Für 13 Gaur-Schädel wurden Werte den Tabellen der Arbeit von Schumann (1913) entnommen, soweit eine genaue Übereinstimmung mit meinen Maßen sicher war.

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

*Abb. 1.* Schädel von Gaur und Banteng in Aufsicht. Links: *Bibos gaurus gaurus* ♂. Zool. Mus. Hamburg. Deutsche Indien-Expedition. Basallänge des Schädels: 452 mm. — Rechts: *Bibos javanicus javanicus* ♂. Rijksmus. van Natuurlijke Historie Leiden, Nr.: 15396. Basallänge des Schädels: 435 mm

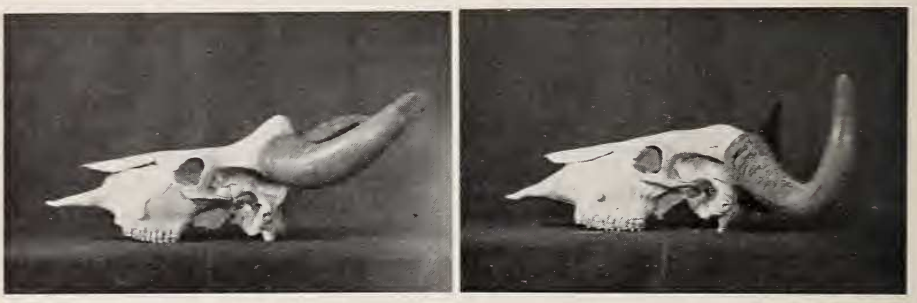

*Abb. 2.* Die gleichen Schädel wie in Abb. 1 in Seitenansicht. Links: *Bibos gaurus gaurus* ♂. — Rechts: *Bibos javanicus javanicus* ♂

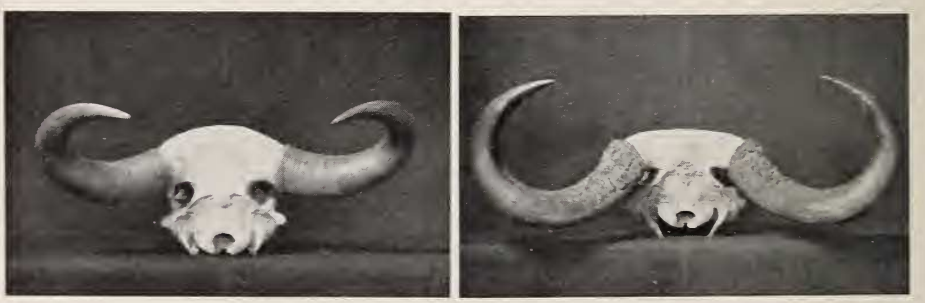

*Abb. 3.* Die gleichen Schädel wie in Abb. 1 in Ansicht von hinten. Links: *Bibos gaurus gaurus* ♂. — Rechts: *Bibos javanicus javanicus* ♂. (Abb. 1–3 phot. Institut für Haustierkunde der Universität Kiel)

In den Abbildungen 4–8 sind die Beziehungen zwischen der Schädelgröße und der Nasallänge, der Schnauzenbreite, der Stirnenge, der Biorbitalbreite und der Hinterhauptsweite im doppelt logarithmischen Koordinatensystem (Röhrs, 1961) graphisch dargestellt. (Definition der Maße bei Bohlken, 1958). Als Maßstab für die Schädelgröße wurde in allen Fällen die Basallänge des Schädels gewählt. In der Tabelle 1 sind die Werte für b, a und r zusammengefaßt.

*Tabelle 1*

| Maße, korreliert mit der Basallänge | *Bibos javanicus* ♂♂ | | | | Zufallshöchstwert bei 1 % | *Bibos gaurus* ♂♂ | | | | zw bei 1 % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | b | a | r | | n | b | a | r | |
| Nasallänge | 35 | 0,00471 | 1,718 | 0,701 | 0,45 | 29 | 0,000145 | 2,309 | 0,721 | 0,49 |
| Schnauzenbreite | 23 | 0,0132 | 1,431 | 0,724 | 0,54 | 10 | 0,0000242 | 2,479 | 0,833 | 0,76 |
| Stirnenge | 37 | 0,284 | 1,069 | 0,485 | 0,42 | 29 | 0,00267 | 1,855 | 0,624 | 0,49 |
| Biorbitalbreite | 37 | 0,676 | 0,949 | 0,722 | 0,42 | 29 | 0,0114 | 1,635 | 0,692 | 0,49 |
| Hinterhauptsweite | 37 | 0,288 | 1,083 | 0,783 | 0,42 | 16 | 0,0000976 | 2,396 | 0,679 | 0,62 |

## Nasallänge

Die Abb. 4 zeigt die Beziehung zwischen der Basallänge und der Nasallänge bei den beiden Arten. Von einzelnen Schädeln abgesehen, ergeben sich zwei klar voneinander abgesetzte Wertegruppen. Die Allometriegeraden für Banteng und Gaur sind gegeneinander versetzt, transponiert im Sinne von Meunier (1959). Das bedeutet hier, daß die Nasenbeine beim Gaur absolut und relativ länger sind als beim Banteng, und zwar in einem solchen Ausmaß, daß dieser Proportionsunterschied nicht als Folge der größeren Schädellänge gedeutet werden kann. Die zwischenartliche Allometrie deckt sich nicht mit den ermittelten innerartlichen Allometrien. Nur wenn das der Fall ist, sind die Proportionsunterschiede zwischen Arten lediglich größenbedingt. Im Vergleich mit dem Banteng ist für den Gaur ein stärkeres Streckungswachstum der Nasalia charakteristisch. Das Ausmaß der Größenabhängigkeit der Nasallänge wird durch den Allometrieexponenten a angegeben. Dieser hat beim Banteng den Wert 1,7, beim Gaur dagegen 2,3. Mit zunehmender Schädelgröße werden also die Nasalia beim Gaur viel stärker gestreckt als beim Banteng.

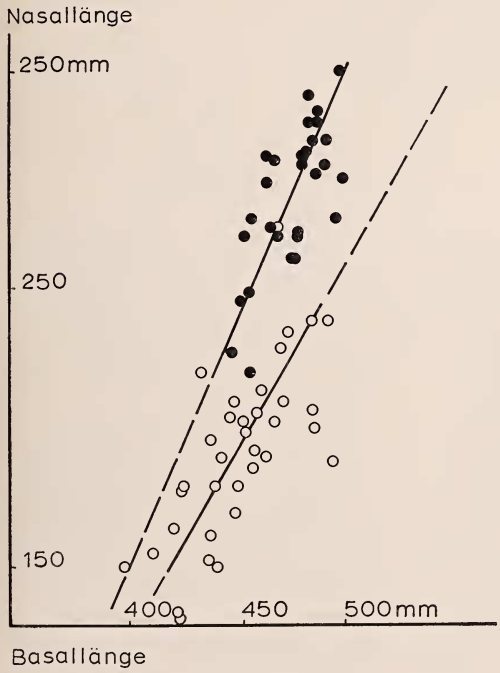


*Abb. 4.* Nasallänge in Beziehung zur Basallänge bei *B. javanicus* (○) und *B. gaurus* (●). Doppelt logarithmische Auftragung

Das bestätigt voll die früher an kleinerem Material gemachten Feststellungen (Bohlken, 1958). Die allometrische Methode gestattet jetzt jedoch auch das verschiedene Ausmaß der Größenabhängigkeit zu kennzeichnen.

## Schnauzenbreite

Die Abb. 5 enthält die graphische Darstellung der Korrelation zwischen Basallänge und Schnauzenbreite. Wieder zeigen sich zwei voneinander abgesetzte Wertegruppen, und die dazugehörigen Allometriegeraden sind entsprechend gegeneinander versetzt. Sehr deutlich zeigt sich bei der Schnauzenbreite, daß die Gaur-Schädel nicht einfach breiter sind als die Banteng-Schädel, sondern daß beim Gaur das Ausmaß der Größenabhängigkeit ein anderes ist als beim Banteng.

Dazu eine Erläuterung: Aus der Literatur sind mehrere Fälle bekannt, in denen die Allometriegeraden nahe verwandter Arten sprunghaft gegeneinander versetzt sind. Meunier (1959) hat dafür den Ausdruck Transposition eingeführt (siehe dazu auch Herre, 1956). Es ist möglich, daß in solchen Fällen die Allometrieexponenten der verglichenen Arten oder Gruppen gleich oder nahezu gleich sind, daß sich aber die Integrationskonstanten b unterscheiden. Die Allometriegeraden verlaufen dann mehr oder minder parallel zueinander. Einige Beispiele dafür finden sich bei Frick (1960, Abb. 7 und 8) und bei Röhrs (1958), der die $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ in Abhängigkeit von der Basilarlänge des Schädels bei Caracal und Luchs untersuchte. „Die Werte für b der beiden Arten unterscheiden sich, die für a hingegen sind ungefähr gleich. Das heißt, die innerartliche Allometrie ist bei beiden Arten zwar ungefähr gleich, aber zwischen den Allometriegeraden der beiden Arten besteht ein »Sprung«." (Röhrs, 1958). Mit anderen Worten, das Ausmaß der Größenabhängigkeit ist bei den verglichenen Arten in diesem Merkmal gleich, sie unterscheiden sich jedoch in Faktoren, die ihren Ausdruck in der Integrationskonstante b finden. Das können funktionelle, größenbedingte, evolutive oder andere Faktoren sein. Bährens (1959, Abb. 1) konnte an einem Beispiel bei Farmnerzen eine geschlechtsbedingte parallele Versetzung der Allometriegeraden zeigen. Gleiches findet sich bei Klemmt (1960) für Organgewichte bei der Waldmaus, *Apodemus sylvatius* L. Funktionsbedingte Transpositionen für Maße des Vogelflügels ergeben sich bei Meunier (1959). In der Beziehung zwischen Schnauzenbreite und Basallänge bei Banteng und Gaur sind die Allometriegeraden aber nicht mehr oder minder parallel gegeneinander transponiert, sondern sie zeigen einen erheblichen Unterschied im Anstieg, das bedeutet im Allometrieexponenten. Beim Banteng hat a den Wert 1,4, beim Gaur dagegen nahezu 2,5. Wie bei der Nasallänge drückt sich darin eine viel stärkere Größenabhängigkeit dieses Merkmals beim Gaur aus. Die Schnauzenbreite nimmt beim Gaur von kleinen zu großen Schädeln relativ viel stärker zu als

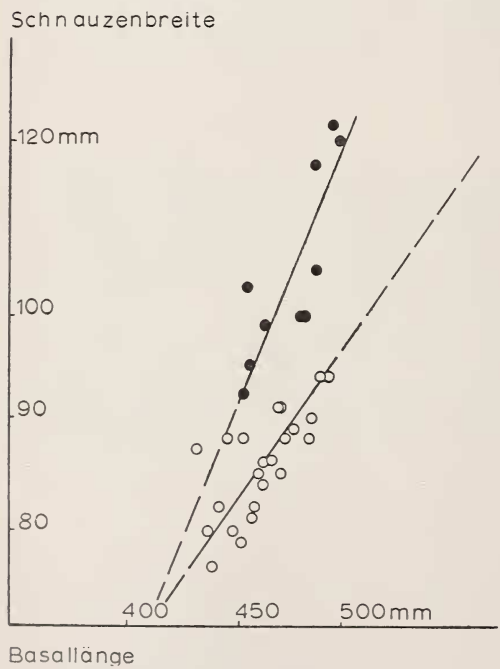


*Abb. 5.* Schnauzenbreite in Beziehung zur Basallänge bei *B. javanicus* (○) und *B. gaurus* (●). Doppelt logarithmische Auftragung

beim Banteng. Durch die Neigung der Allometriegeraden zueinander nähern sich die Geraden im unteren Größenbereich sehr schnell. Das bedeutet: kleine Gaur-Schädel können im Variationsbereich gleich großer Banteng-Schädel liegen, während andererseits die großen Schädel sich in dieser Proportion stark unterscheiden. Ich schlage für diesen Spezialfall der Transposition — Überschneidung im unteren Größenbereich, klare Trennung im oberen Größenbereich — den Ausdruck *divergierende* Transposition vor (Weitere Beispiele: Abb. 6 und 7 dieser Arbeit; Abb. 19 bei Röhrs, 1959). Beispiele für den gegenteiligen Fall eines Zusammenlaufens der Allometriegeraden mit zunehmender Größe finden sich bei Herre (1961, Abb. 9) und bei Hückinghaus (1961). Dies ist dann als *konvergierende* Transposition zu bezeichnen. Eine solche Verschiedenheit im Verlauf von Allometriegeraden zeigt an, daß artspezifische *Wachstums*unterschiede vorliegen. Deren Kenntnis erleichtert die kausale Analyse der gegebenen *strukturellen* Unterschiede, welche eine Folge des verschiedenen Wachstums sind.

Für die Korrelation zwischen Schnauzenbreite und Basallänge ist festzustellen, daß die zwischen Gaur und Banteng bestehenden Proportionsunterschiede nicht größenbedingt sind, sondern artkennzeichnenden Wert haben. Darüber hinaus lehrt dieses Beispiel eindrucksvoll, daß man immer den gesamten Größenbereich einer Art erfassen muß, da ein Vergleich einzelner Stücke aus dem Annäherungsbereich der beiden Allometriegeraden zweifellos zu falschen Schlüssen führen muß. „Aus der graphischen Darstellung der Werte im doppeltlogarithmischen System wird höchst anschaulich, daß zur Kennzeichnung von Arten Indizes eines engen Größenbereichs nicht genügen." (Herre, 1961).

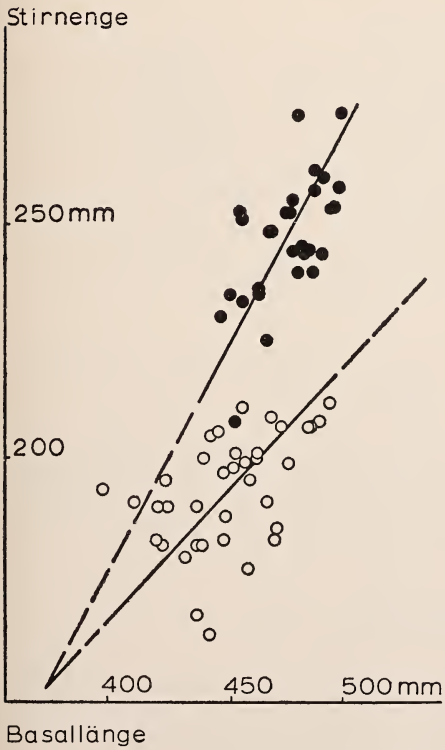


*Abb. 6.* Stirnenge in Beziehung zur Basallänge bei *B. javanicus* (○) und *B. gaurus* (●). Doppelt logarithmische Auftragung

## Stirnenge

Ganz besonders deutlich prägt sich die größere Breite des Gaur-Schädels in der Stirnenge aus. Die Wertegruppen der beiden Arten sind ganz klar voneinander getrennt (Abb. 6). Der Verlauf der Allometriegeraden belegt eindeutig, daß die relativ größere Stirnbreite des Gaur-Schädels nicht durch die größere Schädellänge zu erklären ist. Wie bei den anderen verglichenen Merkmalen ist auch bei der Stirnenge beim Gaur das Ausmaß der Größenabhängigkeit größer als beim Banteng (a beim Banteng 1,07, beim Gaur 1,85).

## Biorbitalbreite

Im wesentlichen gilt für die Biorbitalbreite das gleiche wie für die Stirnenge. Die Allometrieexponenten von Banteng (0,95) und Gaur (1,63) unterscheiden sich stark.

Bei der graphischen Darstellung (Abb. 7) fällt auf, daß ein Gaur-Schädel mitten im Banteng-Bereich liegt. Bei der Deutung dieses Sachverhaltes zeigt sich erneut die große Bedeutung, welche dem Hilfsmittel Allometrie für den Systematiker zukommt. Beim Vergleich nur der Relativwerte würde man diesen Gaur-Schädel für völlig abweichend und extrem schlank halten. Bei der graphischen Darstellung und der Berechnung der Allometriegeraden zeigt sich aber, daß dieser Schädel durchaus in der um die Allometriegerade geordneten Variationsbreite der Gaur-Schädel liegt und keineswegs eine extreme Abweichung von der Norm der Gaur-Schädel darstellt. Seine Lage im Bereich der Banteng-Schädel beruht auf der divergierenden Transposition der Allometriegeraden, die sich im unteren Größenbereich einander stark nähern.

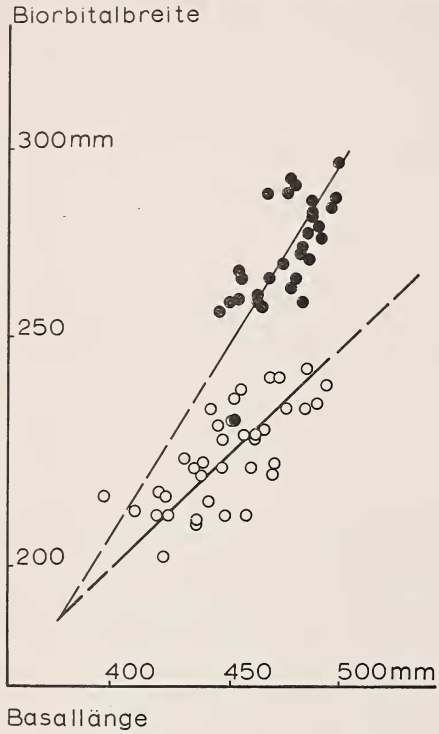


*Abb. 7.* Biorbitalbreite in Beziehung zur Basallänge bei *B. javanicus* (○) und *B. gaurus* (●). Doppelt logarithmische Auftragung

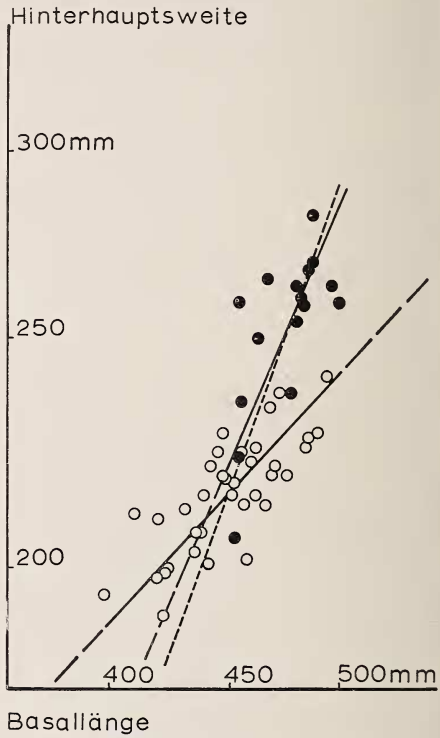


*Abb. 8.* Hinterhauptsweite in Beziehung zur Basallänge bei *B. javanicus* (○) und *B. gaurus* (●). Doppelt logarithmische Auftragung. Zwischenartliche Allometriegerade als gestrichelte Linie eingetragen

## Hinterhauptsweite

Einen besonders extremen Fall der Kreuzung zweier Allometriegeraden zeigt Abb. 8, in der die Beziehung zwischen Basallänge und Hinterhauptsweite dargestellt ist. Die Allometrieexponenten von Banteng (a = 1,08) und Gaur (a = 2,39) sind wieder stark verschieden, ebenso sind die Werte für b sehr unterschiedlich (Tab. 1). Während die Hinterhauptsweite beim Banteng nahezu isometrisch wächst — sie nimmt bei zunehmender Schädelgröße relativ nur wenig zu —, ändert sich diese Breite beim Gaur sehr

stark mit wachsender Schädelgröße. Kleine Gaur-Schädel zeigen gleiche Proportionen wie Banteng-Schädel gleicher Größe, große Gaur-Schädel dagegen haben eine völlig andere Proportionierung in diesem Merkmal wie entsprechende Banteng-Schädel. Noch eindrucksvoller als bei der Schnauzenbreite erweist sich hier die Notwendigkeit, stets den gesamten Größenbereich der Art soweit wie möglich zu erfassen, weil sonst Fehlschlüsse kaum zu vermeiden sind. Schon dadurch wird wieder die Bedeutung der allometrischen Methoden anschaulich. Eine andere Überlegung soll sie aber noch klarer hervorheben.

Wenn man diese Merkmalskorrelation so wie in Abb. 8 graphisch darstellt, ohne jedoch die Allometriegeraden zu berechnen und einzuzeichnen, so erhält man einen mehr oder minder geschlossenen Punkteschwarm ohne klare Abgrenzung zwischen Gaur und Banteng. Es ist dann die Annahme naheliegend, daß die Größenabhängigkeit für beide Arten gleich ist, und daß die bestehenden Proportionsunterschiede nur größenbedingt sind. Mit anderen Worten: es würde die zwischenartliche Allometrie, die in Abb. 8 als gestrichelte Linie[2] eingetragen ist, mit den jeweiligen innerartlichen Allometriegeraden gleichgesetzt werden. Wie falsch und unberechtigt eine solche Deutung wäre, beweisen die eingetragenen innerartlichen Allometriegeraden für Banteng und Gaur. Die Erkenntnis dieser Sachverhalte aber wird uns nur durch die allometrischen Methoden ermöglicht. Ihre Bedeutung liegt also weitgehend darin, daß sie den Systematiker vor Fehlbeurteilungen bewahren und den Einblick in die Zusammenhänge der Korrelationen zwischen den verschiedenen Schädel- oder Körperteilen erleichtern.

## Zusammenfassung

Die allometrische Untersuchung der Schädel von *Bibos javanicus* und *Bibos gaurus* ergibt:

Der Gaur-Schädel hat in allen untersuchten Maßen relativ zur Basallänge eine erheblich stärkere Wachstumstendenz als der Banteng-Schädel. Das führt zu tiefgreifenden Proportionsunterschieden, die sich sowohl in Längen- als auch in Breitenmaßen ausprägen. Diese Unterschiede sind in keinem Fall durch die größere Schädellänge des Gaur bedingt, sondern sie haben in den hier untersuchten Merkmalen stets artkennzeichnenden Wert.

Für die Erkenntnis dieser Zusammenhänge und Besonderheiten kommt den allometrischen Methoden eine hohe Bedeutung zu. Sie stellen für den Systematiker ein Hilfsmittel dar, das auch bei Großsäugern mit Erfolg anwendbar ist.

Zur Kennzeichnung bestimmter Fälle der Transposition (Meunier) werden die Ausdrücke divergierende bzw. konvergierende Transpositionen vorgeschlagen.

## Literatur

Bährens, D. (1959): Zur Methodik allometrischer Untersuchungen nach Studien an Musteliden; Zool. Anz., **162**, 30–37. — Bohlken, H. (1958): Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini Simpson 1945); Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. Phys., **68**, 113–202. — Fisher, R. A. & F. Yates (1953): Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. 4. Edit., Edinburgh – London. — Frick, H. (1960): Kraniometrische Untersuchungen an Pavianen; Verh. Anat. Ges., Zürich, 1959, 141–153. — Herre, W. (1956): Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn; Verh. Deutsch. Zool. Ges., Erlangen, 1955, 144–214. — Herre, W. (1961): Grundsätzliches zur Systematik des Pferdes; Z. Tierz. Züchtungsbiol., **75**, 57–78. — Hückinghaus, F. (1961): Vergleichende Untersuchungen über die Formenmannigfaltigkeit in der Unterfamilie Caviinae Murray 1886; Diss. Kiel, Z. w. Z., im Druck. — Klemmt, L. (1960): Quantitative Untersuchungen an *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus 1758); Zool. Anz., **165**, 249–275. — Kurtén, B. (1954): Observations on allometry in mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance; Acta Zool. Fennica, **85**, 1–13. — Meunier, K. (1959): Die Allometrie des Vogelflügels; Z. w. Z., **161**, 444–482. — Röhrs, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik; Zool. Anz., **160**, 277–294. — Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung; Z. w. Z., **162**, 1–95. — Röhrs, M. (1961):

[2] Die zwischenartliche Allometriegerade wurde durch die Verbindung der Mittelwerte von Banteng und Gaur gewonnen.

Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde, 26. – SCHUMANN, H. (1913): Gayal und Gaur und ihre gegenseitigen Beziehungen; Diss. Halle.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HERWART BOHLKEN, Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität

# Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden

Von DIETER BÄHRENS

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel*
*Direktor: Professor Dr. Wolf Herre*

*Eingang des Ms. 24. 2. 1961*

Seit langem schon ist bekannt, daß zwischen kleinen und großen Tieren gleichen oder ähnlichen Typs wesentliche Proportionsunterschiede bestehen können. Sie sind größenbedingt und werden innerhalb einer Art naturgemäß besonders deutlich, wenn eine starke Größenvariabilität vorliegt. Dies ist in besonderem Maße beim nordamerikanischen Nerz (*Mustela vison* SCHREBER, 1777) der Fall.

In Abb. 1 sind zwei Schädel von ausgewachsenen *Mustela vison ingens* (OSGOOD 1900) – ♂♂ gegenübergestellt, die in der Schädellänge einen Unterschied von 13 mm aufweisen. Da es sich um Individuen einer Unterart handelt (BÄHRENS 1960), scheiden Unterartbesonderheiten bei dem Vergleich von vornherein aus. Umso mehr überrascht die Formenwandlung. Besonders deutlich ist die relative Abnahme des Hirnschädels im Verhältnis zum Gesichtsschädel vom kleinen zum großen Individuum. Betrachtet man eine Vielzahl von kleinen und großen Nerzschädeln, dann ist das Bild weniger eindeutig, da es durch eine in jeder Größenstufe vorhandene Variation überlagert wird. Exakte Aussagen über größenbedingte Formveränderungen einzelner Schädelabschnitte und Merkmale, die nicht nur für Einzelindividuen gelten, sondern für die untersuchte Gruppe allgemeine Gültigkeit haben, sind daher auf Grund nur vergleichender Betrachtung kaum möglich. Genaue Aufschlüsse darüber können auch nicht mit Hilfe von Relativwerten gewonnen werden, sondern nur mittels Methoden der Allometrie. Diese ermöglichen es, die generellen Proportionswandlungen eindeutig zu erfassen, sie gegeneinander abzugrenzen und größenbedingte Wandlungen von darüber hinaus bestehenden Formunterschieden zu trennen. Dazu werden die einzelnen Meßwerte in ihrer Beziehung zur Gesamtgröße oder einem Teil davon graphisch dargestellt und die durch die Punktescharr hindurchlaufende Allometriegerade in ihrer Steigung (a) berechnet. (Zur Methodik siehe u. a. RÖHRS 1959, 1961).

Als Beispiele einer Analyse von Proportionswandlungen mögen 92 Schädel von ♂♂ des nordamerikanischen Nerzes dienen.

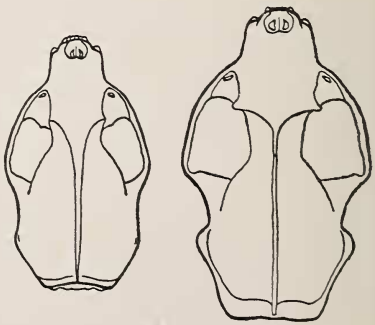

*Abb. 1. Mustela vison ingens,* Schädel adulter ♂♂ in gleichem Maßstab